wnload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Zur physiologischen Anatomie der Milchröhren.

Von **G. Haberlandt.**

(Mit 2 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 4. Jänner 1883).

I.

Wie auf anderen Gebieten der allgemeinen Botanik, so kommt auch hinsichtlich der physiologischen Bedeutung des Milchsaftes und der Milchröhren die frühere, ursprüngliche Auffassung gegenwärtig wieder zur Geltung. Nachdem man Jahre hindurch den Milchsaft vorzugsweise als ein Gemisch von verschiedenen Endproducten des Stoffwechsels angesehen hatte, ist man gegenwärtig vielfach geneigt, den Milchsaft vor Allem als plastischen Bildungssaft aufzufassen. Die Untersuchungen von E. Faivre[1] gaben hiezu den ersten Anstoss und in neuester Zeit bestätigte und erweiterte eine ausführliche Arbeit von J. Schullerus[2] die Beobachtungen des erstgenannten Forschers.

In den vorstehend erwähnten Abhandlungen interessiren uns hier hauptsächlich jene Mittheilungen, welche auf die Herkunft und den Ort der Entstehung des Milchsaftes Bezug nehmen. Schon in seiner ersten Abhandlung constatirte Faivre auf Grund verschiedener Entlaubungsversuche, dass der Milchsaft von den Blättern bereitet wird; von hier aus gelangt er in wachsenden Knospen und ernährt dieselben In seinem zweiten Aufsatze hebt Faivre gleichfalls hervor, dass die Production des Milchsaftes

---

[1] Recherches sur la circulation et sur le rôle du latex dans le Ficus elastica, Annales des sciences naturelles, V. S., 6. B., pag. 33 ff. (1866). Etudes physiologiques sur le latex du Mûrier blanc, ibidem V. S., 10. B. pag. 97 ff. (1869], ferner: Comptes rendus 1879, B. 88, p. 369.

[2] Die physiologische Bedeutung des Milchsaftes von *Euphorbia Lathyris*, Abhandlungen des botanischen Vereins der Provinz Brandenburg. XXIV. B. pag. 27 ff. (1882.)

wnload fr The Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

zur Thätigkeit der Blätter in Beziehung steht und in der dritten Abhandlung wird dieser Satz im Einzelnen klargelegt und näher präcisirt: Wenn man Keimpflanzen von Tragopogon porrifolius verdunkelt und etioliren lässt, so verlieren dieselben ihren Milchsaft, sowie andere Pflanzen ihre Reservestärke. Dasselbe geschieht, wenn die Keimpflanzen zwar im Lichte, aber in kohlensäurefreier Atmosphäre gehalten werden. Sobald dagegen die äusseren Bedingungen der Kohlenstoffassimilation wieder günstig sind, findet auch alsbald eine Neubildung von Milchsaft statt; und so wie die gelben Strahlen des Spectrums die Bildung der Stärke in den Chlorophyllkörnern begünstigen, so fördern sie auch die Production von Milchsaft in den Blättern.

Zu ganz ähnlichen Resultaten gelangte Schullerus bei der Untersuchung von *Euphorbia Lathyris*. Auch dieser Autor nimmt an, dass der Milchsaft vorzugsweise aus den Blättern stammt, in welchen auch nach der Keimung ausschliesslich die bekannten charakteristischen Stärkekörner des Milchsaftes gebildet werden. Dass der Milchsaft, wie Schullerus nachwies, nach abgelaufener Vegetationsruhe auch in den reservestoffreichen Axen und Wurzeln entsteht, beeinträchtigt natürlich nicht im Geringsten die Wichtigkeit der Thatsache, dass während der eigentlichen Vegetationsperiode die Laubblätter als alleinige Organe der Milchsaftproduction fungiren. Noch zwei andere Punkte beanspruchen in Schullerus' Abhandlung unsere Aufmerksamkeit. Zunächst der allerdings nur indirecte Nachweis einer Massenbewegung des Milchsaftes, welche in Übereinstimmung mit der allgemeinen Stoffwanderung hauptsächlich nach jenen Stellen hin erfolgt, an welchen Neubildungen stattfinden. Sodann die Darlegung des Umstandes, dass der Milchsaft — bei *Euph. Lathyris* wenigstens — niemals einen Reservestoff vorstellt, sondern stets einen in Wanderung begriffenen Bildungssaft. Die Milchsaftschläuche sind demnach typische Leitungsröhren, in welchen die Assimilationsproducte hauptsächlich in Form von Stärke, Fett und Gerbsäure aus den Blättern hinausgeschafft werden.

Aus den Untersuchungen von Faivre und Schullerus geht also hervor, dass den Milchröhren hinsichtlich der Leitung der stickstofflosen Baustoffe dieselbe Rolle zukommt, wie dem „Leitparenchym" im weitesten Sinne des Wortes. In den Laub-

wnload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

blättern haben die Milchröhren dieselbe Aufgabe zu leisten, wie die Parenchymscheiden der Gefässbündel und das „Nervenparenchym". An diesen bisher blos physiologisch begründeten Satz knüpfen sich nunmehr zwei histologische Hauptfragen, deren Beantwortung für die genaue Kenntniss der physiologischen Bedeutung der Milchröhren nicht unwichtig ist. Die eine Frage lautet: In welchen anatomischen Beziehungen steht das System der Milchröhren zum Assimilationssystem? Gibt es für die in Rede stehende physiologische Beziehung beider Systeme auch einen klar und überzeugend sprechenden anatomischen Ausdruck? Lassen sich in dieser Hinsicht für die Milchröhren dieselben Zufuhrs-Einrichtungen nachweisen, wie für die Parenchymscheiden? Die zweite Hauptfrage betrifft die Correlation in der anatomischen Ausbildung der beiden ableitenden Röhrennetze. Wenn die Milchröhren aus dem Laubblatte Assimilationsproducte ableiten, dann entlasten sie selbstverständlich in höherem oder geringerem Grade die Parenchymscheiden. Kann nun diese Entlastung so ausgiebig sein, dass dadurch der anatomische Bau der Parenchymscheiden beeinflusst wird? Kommt es vielleicht zu einer Verkümmerung, oder besser gesagt, zu einer Rückbildung derselben, wenn das Netz der Milchröhren besonders mächtig ausgebildet ist?

Diese Fragen sind es, welche durch die nachstehend mitgetheilten Untersuchungen ihre Beantwortung finden sollen.

II.

Im vorliegenden Kapitel beabsichtige ich die anatomischen Beziehungen der Milchröhren zum Assimilationssysteme zu besprechen.

Am eingehendsten habe ich in dieser Hinsicht die ungegliederten Milchröhren verschiedener Euphorbia-Arten untersucht. Über die Anordnung und Vertheilung derselben in den Blättern sind mir blos einige allgemeine Angaben bekannt geworden. In de Bary's „Vergleichender Anatomie" pag. 452 heisst es, dass die in die Blätter eintretenden Milchröhren zunächst den Gefässbündeln folgen, und von diesen aus zahlreiche vielfach verästelte, nach den verschiedensten Richtungen laufende, zuletzt blind endende Zweige durch das Blattparenchym senden.

wnload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Von Pflanzen, welche anderen Familien angehören, untersuchte ich blos einzelne Arten: *Ficus nitida*, *Asclepias curassavica*, *Hypochaeris radicata* und *Chelidonium majus*.

Was zunächst die Beziehungen des specifischen Assimilationsgewebes, der Pallisadenschichte, zu den Milchröhren betrifft, so sieht man an Querschnitten durch die Lamina einer dickblättrigen Euphorbia (*Euph. Lathyris*, *biglandulosa*, *Myrsinites*) nach kurzem Suchen, dass der anatomische Zusammenhang des genannten Gewebes mit den zahlreichen Milchröhrenästen genau dieselben Eigenthümlichkeiten aufweist, welche sonst für die Verbindungsweise der Pallisadenschichte mit den Parenchymscheiden der Gefässbündel charakteristisch sind. Diese Beziehungen kennzeichnen sich, wie ich an einer anderen Stelle [1] ausführlich auseinandergesetzt habe, durch das Vorhandensein von Einrichtungen, welche die möglichst rasche und vollständige Zufuhr der Assimilationsproducte zu den ableitenden Parenchymscheiden bezwecken. Zu diesem Behufe neigen sich die Pallisadenzellen oft büschelartig zusammen, um ihre Assimilationsproducte an trichterartige Aufnahmszellen abzugeben, welche sie entweder direct oder indirect, durch Vermittelung des Schwammparenchyms, den Gefässbündelscheiden zuleiten. Ganz dieselben Einrichtungen finden sich nun in schönster Ausbildung in den Blättern der genannten Euphorbien vor (Taf. I, 1), nur mit dem Unterschiede, dass die Zuleitung hauptsächlich zu den zahlreichen vielverzweigten Milchröhren erfolgt, welche nicht blos das mächtig ausgebildete und sehr locker gebaute Schwammparenchym durchziehen, sondern einzelne Äste auch durch das Pallisadengewebe bis unter die Epidermis senden. Je lockerer das Pallisadengewebe gebaut ist, desto auffälliger ist das büschelartige Zusammentreten seiner Zellen oberhalb der Milchröhren. Da bei den genannten Euphorbien auch die Blattunterseite eine Pallisadenzelllage aufweist, so lassen sich hier die geschilderten Einrichtungen auf beiden Blattseiten nachweisen (Taf. I, 2). Die Blattunterseite zeigt sogar wegen ihres lockeren Baues und der häufigeren Annäherung der Milchröhren an die Pallisadenschichte eine noch grössere

[1] Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen, Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, XIII. B.

wnload from The Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Abwechslung der Details, als die Blattoberseite. Die Pallisadenzellen sind hier nicht selten, um einen directen Anschluss an eine Milchröhre zu gewinnen, ganz auffällig schief gestellt, oder sie besitzen bei senkrechter Stellung horizontale Fortsätze, um die Milchröhre zu erreichen. (*Euph. Lathyris* Taf. I, 15.)

Während bei den dickblättrigen Euphorbien in der Regel die Vermittelung von Trichterzellen oder Schwammparenchymzellen beansprucht wird, wenn es sich um die Zuleitung der Assimilationsproducte aus der Pallisadenschichte zu den Milchröhren handelt, so ist dagegen bei den dünnblättrigen Arten eine solche Vermittlung gewöhnlich überflüssig. Das Mesophyll von *Euph. palustris* z. B. besteht aus vier Zellschichten. Die oberste Lage wird von langgestreckten Pallisaden gebildet, die zwei nächstfolgenden Schichten bestehen aus Schwammzellen mit kurzen Armen und verhältnissmässig schwach ausgebildetem Intercellularsystem und die unterste Lage setzt sich aus ganz kurzen, cylindrischen Assimilationszellen zusammen, welche sich stellenweise pallisadenförmig strecken. Wiewohl nun die Milchröhren mit ihren zahlreichen Verästelungen zwischen allen Schichten des Mesophylls verlaufen können, so ziehen sie sich doch am häufigsten an der unteren und oberen Grenze der Pallisadenschichte hin und stehen so mit deren Zellen in unmittelbarer Berührung. Es hat nun nach dem Vorausgegangenen nichts Auffälliges, dass sich die Pallisadenzellen nach unten zusammenneigen, um in möglichst grosser Zahl mit den darunter sich hinziehenden Milchröhren in directe Verbindung zu treten. (Taf. II, 2.) Viel merkwürdiger ist es aber, dass die Pallisadenzellen ein ganz analoges Verhalten auch dann zeigen, wenn die Milchröhrenäste an der oberen Grenze der Pallisadenschichte, unmittelbar unter der Epidermis verlaufen. (Taf. II, 1.) Die Pallisadenzellen neigen sich ebenso auffallend nach oben zusammen, wie sonst nach unten, sie nehmen dabei nicht selten eine schiefe Lage an und die etwas abseits stehenden Pallisaden senden bisweilen kurze Fortsätze aus, um sich der Milchröhre direct anschliessen zu können. In solchen Pallisadengruppen ist die Richtung der Stoffleitung gerade umgekehrt wie gewöhnlich: die Assimilationsproducte wandern statt abwärts nach aufwärts. Wir haben uns offenbar die osmotische Anziehungskraft, welche seitens des

wnload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Milchröhreninhaltes ausgeht, als so ansehnlich vorzustellen, dass sie alle anderen Momente, welche eine entgegengesetzte Richtung der Stoffleitung anstreben, vollständig unwirksam macht. Ohne eine solche Annahme bliebe wenigstens die vorhin besprochene Anordnung der Pallisadenzellen physiologisch unverständlich. Bei *Euph. Myrsinites* kommt übrigens, wenn auch selten, eine Zellgruppirung zu Stande, aus welcher das Emporströmen der Assimilationsproducte noch viel zwingender hervorgeht. Auch bei dieser Species verlaufen einzelne Milchröhrenäste knapp unterhalb der Epidermis und stehen so mit den oberen Enden der Pallisadenzellen in Verbindung. (Taf. I, 7.) Die unteren Enden dieser Zellen ragen nun bisweilen in grössere Luftlücken hinein, an welchen das Schwammparenchym so reich ist und dort fehlt den betreffenden Pallisadenzellen jeder Anschluss nach unten, sie hängen gleichsam an den Milchröhren und können entweder nur an diese ihre Assimilationsproducte abgeben, oder an die benachbarten Pallisadenzellen, welch' letztere Eventualität nach Allem, was über die Stoffleitung im Pallisadengewebe bekannt ist, als sehr unwahrscheinlich bezeichnet werden muss.

Die soeben geschilderten Zuleitungseinrichtungen, welche den anatomischen Zusammenhang des Pallisadengewebes mit den Milchröhren charakterisiren, habe ich auch bei *Asclepias curassavica* schön ausgebildet gefunden. Das Mesophyll besteht hier aus zwei Pallisaden- und 6—7 Schwammparenchymschichten. Die dünnen, zartwandigen Milchröhren verlaufen in den letzteren und namentlich auch an der Grenze zwischen jenen beiden Gewebearten; in diesem Falle sitzen die Pallisadenzellen den Milchröhren unmittelbar auf und erweitern sich an ihrem oberen Ende häufig zu Trichtern, in welche hinein je eine Gruppe von 2—4 Pallisadenzellen der oberen Schichte ihre Assimilationsproducte entleert. (Taf. II, 16, 18.) Wenn die Milchröhren etwas tiefer liegen, dann kommt es zur Ausbildung typischer trichterförmiger Aufnahmszellen, über welchen sich nicht selten grössere Gruppen von Pallisadenzellen zusammenneigen. (Taf. II, 17.)

Bevor ich nun die anatomischen Beziehungen der Milchröhren zum Schwammparenchym mit einigen Worten schildere, habe ich hier Einiges über die physiologischen Leistungen dieses Gewebes vorauszuschicken. Das Schwammparenchym hat

wnload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

gleichzeitig drei verschiedene Aufgaben zu erfüllen[1]: Zunächst fungirt es als Transpirationsgewebe, dann vermittelt es als „Zuleitungsgewebe" den Stoffverkehr zwischen den assimilirenden Pallisadenzellen und den ableitenden Parenchymscheiden und endlich ist es vermöge seines Chlorophyllgehaltes auch dem Assimilationssystem im weiteren Sinne des Wortes beizuzählen. Hier interessiren uns blos die beiden letztgenannten Functionen, welche die anatomischen Beziehungen des Schwammparenchyms zu den ableitenden Milchröhrenästen natürlich in gleicher Weise beeinflussen werden.

Begreiflicherweise genügt zu einer ausgiebigen Stoffzuleitung schon der blosse Verlauf der Milchröhren inmitten des Schwammparenchyms, dessen Zellen oftmals mit mehreren Armen an die Milchröhren stossen. Doch lassen sich bisweilen noch besondere Einrichtungen nachweisen, aus welchen die Stoffzufuhr zu den Milchröhren noch deutlicher hervorgeht. So strecken sich bei *Euph. palustris* die rechts und links an die Milchröhren grenzenden Schwammparenchymzellen häufig senkrecht zum Längsverlaufe der Röhren und nehmen so eine pallisadenähnliche Gestalt an. (Taf. II, 5.) Die Streckungsrichtung bezeichnet hier wie bei allen ernährungsphysiologischen Zellen die Richtung der Stoffwanderung. Bei anderen Euphorbien, namentlich den dickblättrigen, neigen die Schwammparenchymzellen dazu, sich mit ihrer ganzen Breitseite lückenlos an die Milchröhren anzulegen und so mit der Vergrösserung der Berührungsfläche eine Erleichterung des Stoffverkehrs zu erzielen. Auf diese Weise kommt es häufig zur Bildung förmlicher Parenchymscheiden, welche mit den von ihnen umschlossenen Milchröhren jenen „Leitparenchymsträngen" an die Seite zu stellen wären, welche ich im Blatte von *Ficus elastica* beobachtet habe. Auch bei *Chelidonium majus* habe ich derartige Parenchymscheiden um die letzten Auszweigungen der Milchröhren gefunden. (Taf. II, 20.)

Die bisherigen Auseinandersetzungen betrafen ausschliesslich die Anpassungen des Assimilationssystems an das Netz der Milchröhren. Es sollen jetzt umgekehrt jene Eigenthümlichkeiten

---

[1] Vgl. G. Haberlandt, Vergleichende Anatomie des Assimilationssystems l. c. p. 72, 73 (Separatabdruck).

wnload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

in der Anordnung und Vertheilung der Milchröhren besprochen werden, welche als der anatomische Ausdruck ihrer stoffableitenden Function die Anpassung dieser Organe an das Assimilationssystem kennzeichnen.

Vor Allem ist hier auf die bereits von Hanstein u. A. constatirte Thatsache hinzuweisen, dass die Milchröhren im Laubblatte als regelmässige Begleiter der Gefässbündel auftreten, oftmals bis zu den letzten Auszweigungen derselben und dass die Zahl der einzelnen Röhren mit der Stärke der Gefässbündel zu- und abnimmt, welche sie begleiten. Es liegt in diesem Parallelismus offenbar ein Fingerzeig für die Erkenntniss der Function der Milchsaftschläuche, doch wollen wir die Beweiskraft jener Thatsache nicht zu hoch anschlagen, denn erstens folgt aus derselben noch nichts in Betreff der ernährungsphysiologischen Bedeutung des Milchsaftes und zweitens erscheint auch vom rein morphologischen Standpunkte aus die oben erwähnte Anordnung der Milchröhren als die natürlichste und verständlichste.

Anders verhält es sich mit dem Werthe jener Folgerungen, welche sich aus dem Verlaufe der von den Blattnerven abzweigenden isolirten Röhrenäste ergeben. Namentlich sind es die ungegliederten Milchröhren, welche solche von den Gefässbündeln unabhängige Auszweigungen in das Mesophyll senden. Für den Verlauf dieser isolirten Äste wird offenbar ausschliesslich die physiologische Function der Milchröhren massgebend sein, und von diesem Standpunkte aus darf man von vornherein erwarten, dass wenn die Milchröhren thatsächlich die Assimilationsproducte des Blattes ableiten, jene isolirten Zweige mit Vorliebe im specifischen Assimilationsgewebe, d. i. in der Pallisadenschichte sich ausbreiten werden. Diese Voraussetzung trifft nun in der That sehr häufig zu, in einzelnen Fällen sogar in ganz auffallender Weise. Einige Beispiele mögen das Gesagte erläutern.

Bei *Euphorbia palustris* breiten sich die Milchröhrenäste am häufigsten an der oberen und unteren Grenze der Pallisadenschichte aus. Sehr häufig wenden sich die unter den Pallisaden hinziehenden Äste in schiefer Richtung nach aufwärts, um dann noch eine Strecke lang unter der Epidermis zu verlaufen und dann blind zu endigen. (Taf. II, 4.) Ein Abwärtswachsen der subepidermalen Zweige wurde nicht beobachtet. Zuweilen sendet

wnload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

eine Milchröhre ihre Auszweigung zwischen den Pallisadenzellen in senkrechter Richtung nach aufwärts, doch ist das ein ziemlich seltener Fall. (Taf. II, 3.) In dieser Weise wird nun gewöhnlich auch das Pallisadengewebe anderer Euphorbien von den Milchröhren durchzogen und eben so fand ich, dass bei *Ficus nitida* das Netz der Milchsaftschläuche sich hauptsächlich im Pallisadengewebe ausbreitet. (Taf. II, 14, 15.)

Ein interessantes hierhergehöriges Vorkommniss lässt sich bei *Euph. Myrsinites* beobachten. Hier treiben die Hauptstämme der Milchröhren, welche das mediane Gefässbündel des Blattes begleiten, häufig steile Äste nach aufwärts, welche sich oft wieder gabeln und verzweigen und mit ihren Enden an büschelförmige Pallisadenzellgruppen stossen. (Taf. I, 10.) Derartige Vorkommnisse legen dem Beobachter die physiologische Bedeutung der Milchröhren besonders nahe.

Bei keiner der untersuchten Pflanzen habe ich das in Rede stehende Verhalten der von den Blattnerven abbiegenden Milchröhrenäste so auffällig gefunden, wie bei *Hypochaeris radicata*. Die gegliederten Milchsaftschläuche dieser Cichoriacee begleiten sämmtliche Gefässbündel des Laubblattes bis ans Ende ihrer letzten Auszweigungen und treten an der Unterseite der Bündel, beziehungsweise zwischen Leptom und Parenchymscheide auf; die kleineren Gefässbündel, welche meist seitlich zusammengedrückt erscheinen und von bandförmiger Gestalt sind, werden blos von je einer Milchröhre begleitet; dieselbe sendet sehr häufig Seitenäste in's Mesophyll und zwar stets schief aufwärts in das kurzzellige Pallisadengewebe hinein, wo sie sich oft gabeln und mit ihren Enden an die Pallisadenzellenden anlegen. (Taf. II, 6, 7, 10, 11.) Die Verzweigung ist eine so reichliche, dass oft an ein und derselben Stelle des Hauptastes je ein Seitenzweig nach rechts und links abbiegt. Bisweilen schlägt der Seitenast zunächst eine horizontale, zur Blattoberfläche parallele Richtung ein, um sich dann plötzlich knieförmig nach aufwärts zu biegen. (Taf. II, 8.) Seine parenchymatischen Nachbarzellen nehmen mehr oder weniger den Charakter von Scheidenzellen an, doch stimmen dieselben hinsichtlich ihres Chlorophyllgehaltes mit den angrenzenden Assimilationszellen vollständig überein. An seiner Ursprungsstelle ist der Seitenast bisweilen durch eine

wnload from The Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

unresorbirte Querwand vom Hauptaste getrennt. Und was schliesslich die Beziehung des Seitenastes zur Parenchymscheide des Gefässbündels betrifft, so scheint dieselbe von der ausbiegenden Röhre gewissermassen durchbrochen zu werden. Man gewinnt den Eindruck, als sei im jugendlichen Zustande die betreffende Scheidenzelle zur Bildung des Seitenastes verwendet worden. Um dieses Verhältniss etwas näher präcisiren zu können, habe ich auch die Entwicklungsgeschichte, beziehungsweise die erste Anlage der kleineren Gefässbündel und der seitlichen Milchröhrenäste verfolgt und bin dabei zu folgendem Ergebnisse gekommen.

Zur Zeit, in welcher sich das junge Mesophyll in Pallisadengewebe und Schwammparenchym zu differenziren beginnt, sieht man am Blattquerschnitte einzelne schmale Meristemzellen, deren Höhe ihre Breite gewöhnlich um ein mehrfaches übertrifft[1], durch wiederholte Querwände gefächert werden. (Taf. II, 12.) Solcher Querwände liegen 3—6 übereinander. Die unterste der auf diese Weise gebildeten Tochterzellen gibt sich schon sehr frühzeitig, noch vor dem Eintritt weiterer Theilungen, durch ihren milchigen Inhalt als junges Röhrenglied zu erkennen. Die übrigen Tochterzellen dagegen theilen sich nunmehr in radialer Richtung und so kommt es zur Bildung eines schmalen bandförmigen Cambiumbündels. Noch bevor nun diese radialen Theilungen zu Stande kommen, lässt sich bereits die Entstehung der seitlichen Milchröhrenäste beobachten. Eine in Folge der vorausgegangenen Theilungsprocesse und Wachsthumsverschiebungen schräg nach aufwärts orientirte Meristemzelle stellt die Urmutterzelle des Milchröhrenastes und seiner Parenchymscheide vor: sie theilt sich nämlich durch wiederholte Längswände, (welche also gleichfalls schief aufwärts gerichtet sind) und eine der mittleren Tochterzellen wird zum Röhrenaste, während die übrigen nach mehrfachen Quertheilungen zu jenen chlorophyllführenden Scheidenzellen werden, von welchen oben bereits die Rede war. (Taf. II, 13.) Zu gleicher Zeit constituirt sich auch die Parenchymscheide des Gefässbündels, indem die benachbarten Meristemzellen ent-

[1] Räumlich betrachtet, hat man es hier mit tafelförmigen Zellen zu thun, welche ihre Schmalseite dem Beschauer zukehren.

wnload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

sprechende Theilungen eingehen. Aus dem Gesagten ergibt sich, dass die Anlage des seitlichen Milchröhrenastes und die Entstehung der Parenchymscheide des Gefässbündels zwei von einander unabhängig verlaufende Vorgänge sind, dass es also eine gezwungene Auffassung wäre, wenn man, nach dem ausgebildeten Zustande urtheilend, den seitlichen Röhrenast mit den Zellen der Parenchymscheide des Gefässbündels in eine nahe entwickelungsgeschichtliche Beziehung bringen wollte.

Es erübrigt uns jetzt zum Schlusse noch auf die Beschaffenheit der Milchröhrenwände einzugehen, insoferne aus derselben auf einen Stoffverkehr der Röhren mit dem Assimilationssystem geschlossen werden kann. Einem solchen diosmotischen Stoffverkehr kann der anscheinend sehr beträchtliche Wassergehalt[1] der Röhrenmembran, wegen der dadurch bedingten Weite der Micellar-Interstitien, nur förderlich sein; derselbe macht das häufige Auftreten unverdickter Wandstellen überflüssig und in der That beobachtet man das Vorkommen von Tüpfeln an den Milchröhrenwänden nicht eben häufig. Bei *Euphorbia Lathyris* sah ich bisweilen die Wand der Milchröhren und der daranstossenden Pallisadenzellen von sehr engen Tüpfelkanälen durchsetzt, während bei *Euph. Myrsinites* die an einzelne Pallisadenzellgruppen grenzenden Enden der seitlichen Milchröhrenäste durch die Zartheit ihrer betreffenden Wandpartien den Stoffverkehr mit dem Assimilationssystem andeuten. Grössere, flache Tüpfel fand ich nicht selten im Blatte von *Euph. Lathyris* an jenen Partien der Röhrenwände, welchen die Zellen des Schwammparenchyms aufsitzen. Die ziemlich dünne Schliesshaut des Tüpfels scheint mit sehr feinen Poren versehen zu sein, ähnlich wie dies Tangl[2] und Strasburger[3] für die Schliesshäute der Tüpfel des Endosperms von *Areca oleracea*, *Phönix dactylifera* und *Ornithogalum umbellatum* nachgewiesen haben. Für das Vorhandensein solcher feiner Poren spricht im vorliegenden Falle ausser einer sehr zarten queren Strichelung der Schliesshaut auch das feste Anhaften des Primordialschlauchs an derselben; nach Zusatz von

---

[1] Vgl. de Bary, Vergleichende Anatomie etc. pag. 195.

[2] Jahrbücher f. wissensch. Botanik, XII. B. 1880, pag. 187.

[3] Über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, 1882, p. 20.

wnload from The Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Reagentien, welche den Protoplasmaschlauch zur Contraction bringen, löst sich derselbe von den ungetüpfelten Wandpartien leicht und vollständig los, während er sich von der Schliessmembran des Tüpfels viel schwerer oder gar nicht lostrennt. (Taf. I, 16.)

III.

Die physiologische Bedeutung der Milchröhren lässt sich auch noch auf eine andere, mehr indirecte Weise anatomisch klarlegen. Indem diese Röhren, wie wir nach dem Vorausgegangenen mit Bestimmtheit annehmen dürfen, wenigstens einen Theil der Assimilationsproducte aus dem Laubblatte ableiten, übernehmen sie die Function der parenchymatischen Gefässbündelscheiden, beziehungsweise des „Nervenparenchyms" und entlasten das „Leitparenchym" in mehr oder minder ausgiebiger Weise. Nach Allem, was wir über die Beziehungen zwischen Bau und Function der Gewebe wissen, dürfen wir ziemlich sicher erwarten, dass sich diese Entlastung auch im anatomischen Bau des Leitparenchyms aussprechen werde. Nach meinen Beobachtungen ist dies in der That auch der Fall. Das Leitparenchym der Blätter ist, allgemein gesagt, um so mangelhafter ausgebildet, je reichlicher sich das Netz der Milchröhren in der Lamina verästelt.

Besonders instructiv sind in dieser Hinsicht wieder die Euphorbien. Unter den von mir untersuchten Arten hebe ich namentlich *Euph. Myrsinites* und *biglandulosa* hervor, deren Blätter sich durch ein besonders reich entwickeltes Netz von Milchröhren auszeichnen. Die nachstehenden Angaben beziehen sich vorzugsweise auf *Euph. Myrsinites*.

In den Blättern dieser Pflanze äussert sich die ganz auffällige Rückbildung der Gefässbündelscheiden und des Nervenparenchyms in sehr verschiedener Weise.

Fassen wir zunächst die kleineren und kleinsten Gefässbündel in's Auge, so fällt uns sofort auf, dass ihre Parenchymscheiden selten vollständig sind. Bald sind sie nur auf der Hadromseite ausgebildet, während auf der Leptomseite gewöhnliches Schwammparenchym das Bündel begrenzt (Taf. I, 13), bald sehen wir den umgekehrten Fall eintreten, oder es sind selbst

wnload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

mehrere Unterbrechungen der Scheide vorhanden, wobei die entsprechenden Lücken nicht einmal immer durch Zellen des Schwammparenchyms ausgefüllt werden. Das Gefässbündel kann stellenweise direct an das System der Intercellularräume grenzen. Besonders auffallend ist dies an den Endigungen der Gefässbündel; die letzten Tracheïden derselben, welche ein- bis mehrreihig auftreten, ragen oft weit in die Intercellularräume hinein; ihre von Luft umspülten Enden sind entweder cylindrisch abgerundet, oder noch häufiger eiförmig kolbig, ja selbst kugelförmig erweitert. (Taf. I, 3, 5, 14.) Man kann solche Tracheïdenenden am besten mit Thermometerkugeln vergleichen. Zuweilen sind die letzten, an die Intercellularräume grenzenden Tracheïden gar nicht gestreckt, sondern von unregelmässig birnförmiger Gestalt. (Taf. I, 4.) Was die Verdickungsweise betrifft, so zeigen die von Luft umgebenen Enden der Tracheïden, mögen dieselben cylindrisch oder kugelig sein, gewöhnlich eine enge, quermaschige Netzfaserverdickung. An kolbigen oder kugelförmigen Enden beobachtet man aber nicht selten, dass die genannte Verdickungsweise in einfache Tüpfelung übergeht. Die Tüpfel sind dabei von ovalem Umrisse, am Pole selbst kreisrund. Der Inhalt dieser Endtracheïden besteht nicht aus Luft, sondern aus Wasser; übrigens habe ich auf diese die Frage der Luft- und Saftleitung berührenden Verhältnisse nicht näher geachtet, da sie von dem Gegenstande dieser Untersuchung zu abseits liegen. Dass aber das Vorkommen von Gefässbündelenden, welche direct in die lufterfüllten Intercellularräume hineinragen, von entschiedenem physiologischen Interesse ist, liegt nahe genug.

Die soeben geschilderten Beobachtungen stehen, nebenher bemerkt, in directem Widerspruche mit den Angaben von Höhnel[1] der unter Berücksichtigung der Gefässbündelendigungen in den Blättern der Monokotylen und Dikotylen den allgemeinen Satz aufstellte: „Uberall, in der ganzen Pflanze sind daher die functionsfähigen Gefässe und Tracheïden mindestens durch eine einfache Schichte lebender Zellen von den Intercellularräumen

[1] Über das räumliche Verhältniss der Intercellularräume zu den Gefässen, Österr. bot. Ztschft. 1879, Nr. 5.

wnload from The Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

getrennt". Diese Verallgemeinerung beruht auf unzureichenden Beobachtungen und ist, wie wir gesehen haben, unrichtig. [1]

Kehren wir nun wieder zur Schilderung der Gefässbündelscheiden und ihrer Rückbildungserscheinungen zurück. Neben der Unvollständigkeit der Ausbildung fällt auch die Form der Scheidenzellen auf. Dieselben sind nicht langgestreckt, sondern häufig ebenso breit als lang und von unregelmässigem Umriss. (Taf. I, 11.) Da wir annehmen dürfen, dass die Zellen des Leitungssystems um so entschiedener gestreckt sind, je ausgesprochener ihre Function ist, so folgt im vorliegenden Falle auch aus der Gestalt der Zellen ihre functionelle Entlastung. Weniger Gewicht möchte ich auf die Thatsache legen, dass bei den hier zu schildernden Euphorbien sowohl wie bei *Euph. palustris*, die Gefässbündelscheiden des Blattes reichlicher Chlorophyll führen, als dies gewöhnlich der Fall zu sein pflegt. Doch wird damit immerhin angedeutet, dass mit dem Verluste der Function der Stoffleitung die Heranziehung zu einer anderen Leistung, zur Assimilationsthätigkeit, Hand in Hand geht.

Noch interessanter als die kleinen Gefässbündel mit ihren Scheiden ist der das Blatt von *Euph. Myrsinites* durchziehende Hauptnerv. (Taf. I, 8.) Der erste Blick auf den Querschnitt desselben lehrt uns, dass jenes farblose „Nervenparenchym", welches die Hauptbündel der Blätter gewöhnlich begleitet, hier ganz oder doch nahezu vollständig fehlt. Das im Querschnitte elliptische Gefässbündel besitzt auf der Hadromseite einen nach aussen sehr scharf abgegrenzten Saum von englumigen, farblosen Parenchymzellen, welche in 2—3 Lagen auftreten und deren cambiale Herkunft aus den nicht seltenen prosenchymatischen Zuspitzungen zweifellos hervorgeht. (Taf. I, 9.) Mit diesem Parenchymsaume grenzt das Gefässbündel nach oben zu unmittelbar an die Pallisadenzellen, oder an isolirte Züge von längsgestreckten chlorophyllführenden Zellen, den letzten Rudimenten des Nervenparenchyms. Sehr häufig grenzt der Hadromtheil unmittelbar an die Lücken des Intercellularsystems. Auf der Unterseite wird das Gefässbündel von 6—8 weiten Milchröhrenstämmen begleitet,

[1] Auch die in das sog. Epithem hineinragenden Tracheïden der Gefässbündelendigungen grenzen häufig unmittelbar an das Intercellularsystem.

wnload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

welche sich zum Theile unmittelbar an das Leptom anlegen Zwischen denselben befinden sich langgestreckte farblose Parenchymzellen mit häufig schiefen Wandungen; nach unten zu stellt ein Saum von grünen, längsgestreckten Parenchymzellen, die aber blos 1—2 Lagen bilden, das rückgebildete Leitparenchym vor.

Ähnlich wie das Hauptbündel sind auch die mittelstarken Nebenstränge im Blatte von *Euph. Myrsinites* und *biglandulosa* gebaut.

Bei *Hypochaeris radicata*, deren Milchröhrennetz nach den obigen Mittheilungen im Blatte gleichfalls sehr reich verzweigt ist, besitzt die Lamina allerdings eine sehr starke Mittelrippe, doch dürfte das reich entwickelte Parenchym derselben vor Allem eine mechanische Aufgabe zu erfüllen haben, indem es durch seine Turgescenz die längliche Blattspreite steif und ausgestreckt erhält. Man darf dies um so sicherer als die Hauptfunction der Mittelrippe ansprechen, als auch die stärksten Seitennerven blos einschichtige Parenchymscheiden aufweisen. Es fehlt hier also gänzlich jenes gleichmässige Breiterwerden der parenchymatischen Leitungsbahnen, welches überall zu beobachten ist, wo der allmälig zunehmende Strom der Assimilationsproducte sich ausschliesslich im Leitparenchym bewegt.

IV.

In den vorstehenden Kapiteln wurde auf anatomischem Wege der Beweis erbracht, dass in den Milchröhren je nach der Ausbildung derselben ein bald grösserer, bald geringerer Theil der Assimilationsproducte des Blattes abgeleitet wird. Damit soll aber selbstverständlich nicht gesagt sein, dass die Milchröhren ausschliesslich oder auch nur hauptsächlich zur Leitung der stickstofflosen Baustoffe des Pflanzenkörpers bestimmt sind. Zweifellos dienen die Milchsaftschläuche auch zur Leitung von Eiweisssubstanzen, und die anatomischen Verhältnisse, welche darauf hinweisen, die Beziehungen jenes Röhrensystems zum Leptomtheile der Gefässbündel sind ja in ihren verschiedenen Details hinreichend bekannt. [1]

[1] Vgl. die diesbezüglichen genauen und ausführlichen Angaben in de Barys Vgl. Anatomie pag. 447 ff.

wnload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Und was die Bedeutung der Milchröhren als Secret-, oder richtiger als Excretbehälter anlangt, so kann und muss dieselbe unter Hinweis auf die Beschaffenheit des venösen Blutes des Thierleibes vollständig anerkannt werden; die in der vorliegenden Abhandlung geschilderte Function der Milchröhren wird aber durch diese Thatsache in Nichts beeinträchtigt.

Fassen wir die hauptsächlichsten Ergebnisse dieser Untersuchung nochmals kurz zusammen, so lauten dieselben folgendermassen:

1. Die anatomischen Beziehungen des Assimilationssystems zu den Milchröhren charakterisiren sich durch das Vorhandensein von Anschluss- und Ableitungseinrichtungen, aus welchen die Zufuhr der Assimilationsproducte zu den Milchröhren deutlich hervorgeht.

2. Die Milchröhren verzweigen sich im Laubblatte besonders reichlich unmittelbar unter dem specifischen Assimilationsgewebe, der Palisadenschichte, oder auch in derselben und empfangen so die Assimilationsproducte aus erster Quelle. Bei *Euphorbia Myrsinites* und *Hypochaeris radicata* streben die von den Hauptstämmen abzweigenden Seitenäste der Milchröhren fast ausnahmslos schief aufwärts, gegen das Pallisadengewebe zu.

3. Die Ausbildung des Milchröhrennetzes der Blätter steht zur Ausbildung des Leitparenchyms, d. i. der Gefässbündelscheiden und des sogenannten Nervenparenchyms, im umgekehrten Verhältnisse. Je reichlicher sich die Milchröhren verzweigen, je zahlreicher sie im Mesophyll auftreten, desto ausgiebiger entlasten sie das Leitparenchym des Blattes von der Function der Stoffleitung, desto mangelhafter und spärlicher ist dasselbe in Folge dessen ausgebildet. Am auffallendsten lässt sich diese Rückbildung bei *Euph. Myrsinites* und *biglandulosa* beobachten.

---

wnload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1—6: *Euphorbia biglandulosa.*

Fig. 1. Pallisadenzellgruppen von der Blattoberseite, deren Assimilationsproducte vermittelst der Aufnahmszellen (*a*) den Milchröhren (*m*) zugeleitet werden. Vergr. 210.

„ 2. Desgleichen; von der Blattunterseite, die Pallisadengruppen sind noch ausgesprochener. Bedeutung der Buchstaben wie vorhin. Vergr. 280.

„ 3. Gefässbündelendigung, deren letzte Tracheïden in den Intercellularraum (*i*) hineinragen. Das Ende der einen Tracheïde ist kugelförmig erweitert. Vergr. 240.

„ 4. Desgleichen; die in den Intercellularraum hineinragenden Tracheïden sind von unregelmässig birnförmiger Gestalt und netzfaserförmig verdickt. Vergr. 240.

„ 5. Gefässbündelendigung, welcher eine Parenchymzelle aufgesetzt ist die Wandungen der Tracheïden wölben sich rechts und links in die Intercellularräume hinein. Vergr. 240.

„ 6. Gefässbündelendigung im Querschnitt. Rechts und links unmittelbare Nachbarschaft der Intercellularräume. Vergr. 230.

Fig. 7—14: *Euphorbia Myrsinites:*

Fig. 7. Subepidermale Milchröhre im Querschnitt mit daranhängenden Pallisadenzellen Vergr. 225.

„ 8. Das Hauptgefässbündel des Blattes im Querschnitt. Auf der Leptomseite sechs Milchröhren. Vergr. 220.

„ 9. Der Saum des Hadromtheiles dieses Gefässbündels im radialen Längsschnitt. Vergr. 270.

„ 10. Seitenast eines das Hauptgefässbündel begleitenden Milchröhrenstammes; derselbe gabelt sich und den Enden der Gabeläste sitzen Pallisadenzellgruppen auf; alle Chlorophyllzellen mit Ausnahme derjenigen Pallisadenzellen, welche ihre Assimilationsproducte dem Milchröhrenaste zuleiten, sind in der Zeichnung weggelassen worden. Vergr. 225.

„ 11. Parenchymscheide eines kleinen Gefässbündels in der Seitenansicht. Die Schraffirung soll Lage und Verlauf des Gefässbündels andeuten. Vergr. 230.

„ 12. Querschnitt durch ein kleines Gefässbündel ohne deutlich ausgesprochene Parenchymscheide. Vergr. 230.

wnload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/ www.biologiezentru

Fig. 13. Desgleichen; die Parenchymscheide ist blos auf der Oberseite deutlich differenzirt: auf der Unterseite grenzt das Bündel unmittelbar an Schwammparenchymzellen. Vergr. 230.

„ 14. Gefässbündelendigung, aus einer einzigen Tracheïde bestehend, deren kugelförmig erweitertes Ende in einem Intercellularraum hineinragt. Vergr. 230.

Fig. 15—16: *Euphorbia Lathyris.*

Fig. 15. Ein Theil des Blattquerschnittes (Unterseite). Die gestreckten Assimilationszellen streben allseits der Milchröhre zu. Vergr. 240.

„ 16. Stück einer Milchröhre mit angrenzender Schwammparenchymzelle; breiter Tüpfel mit fein poröser (?) Schliesshaut. Vergr. 700.

Taf. II.

Fig. 1—5: *Euphorbia palustris.*

Fig. 1. Blattquerschnitt mit subepidermaler Milchröhre. Die Pallisadenzellen neigen sich derselben auffallend zu. Vergr. 235.

„ 2. Blattquerschnitt; die Milchröhre liegt an der Grenze zwischen Pallisadengewebe und Schwammparenchym. Vergr. 235.

„ 3. Ein Milchröhrenast hat seinen Zweigfortsatz senkrecht aufwärts in's Pallisadengewebe gesendet. Vergr. 225.

„ 4. Ein im Pallisadengewebe schief aufsteigender und unter der Epidermis blind endigender Milchröhrenast. Vergr. 280.

„ 5. Ein im Schwammparenchym verlaufendes Milchröhrenstück. Die an dasselbe angrenzenden Zellen sind senkrecht zum Verlaufe der Milchröhre gestreckt. Vergr. 260.

Fig. 6—13: *Hypochaeris radicata.*

Fig. 6. Kleines, bandförmiges Gefässbündel im Querschnitt. Links ein Milchröhrenast, welcher von der das Bündel begleitenden Milchröhre in schiefer Richtung bis zum Pallisadengewebe aufsteigt. Vergr. 230.

„ 7. Sehr kleines Gefässbündel; rechts und links Milchröhrenäste. Vergr. 230.

„ 8. Knieförmig gebogener Milchröhrenast. Vergr. 230.

„ 9. Gefässbündelendigung im tangentialen Längsschnitte. Zwischen der Tracheïde und der Milchröhre eine farblose prosenchymatische Zelle. Links ein Seitenast der Michröhre. Vergr. 230.

„ 10. Eine gabelig verzweigte Milchröhre, nach Maceration in kochender verdünnter Kalilauge frei präparirt. Die beiden Gabeläste, welche die Gefässbündel begleiteten, schlagen nahezu entgegengesetzte Richtungen ein. Sie besitzen Seitenzweige, die sämmtlich nach aufwärts (gegen das Pallisadengewebe) gerichtet sind. Auch ihre gegabelten Enden orientiren sich nach aufwärts. Vergr. 230.

„ 11. Seitenast einer Milchröhre, der sich nochmals verzweigt und mit

wnload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentr

Fig. 1.

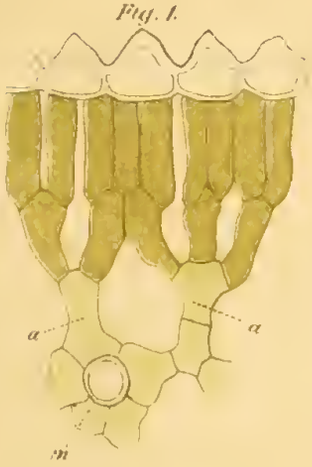

Fig. 3.

Fig 4

Fig 6

Fig 5.

Fig.14.

Fig. 8

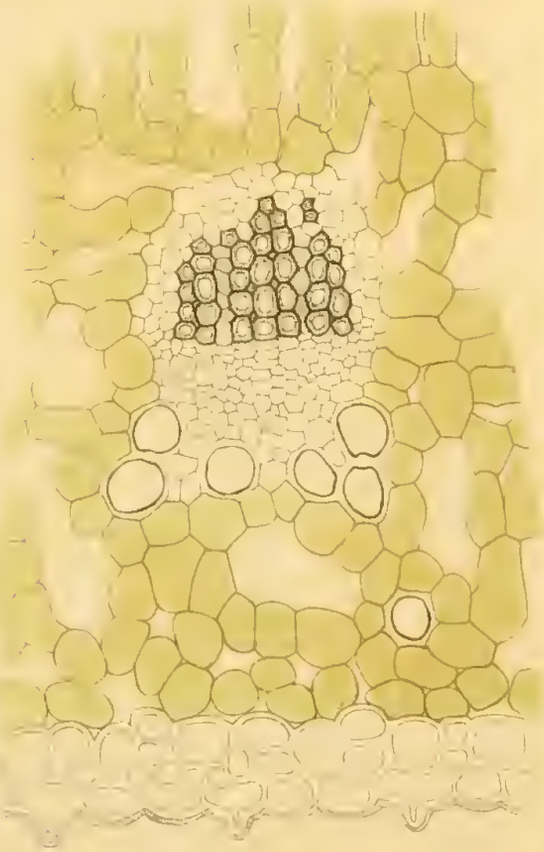

Fig. 9.

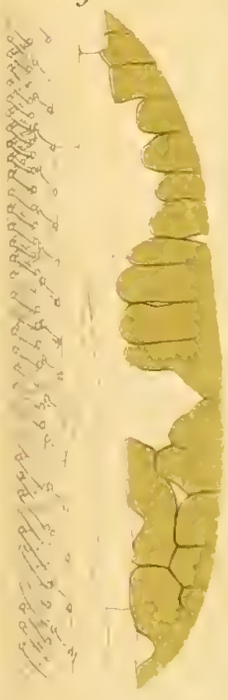

Fig. 7.

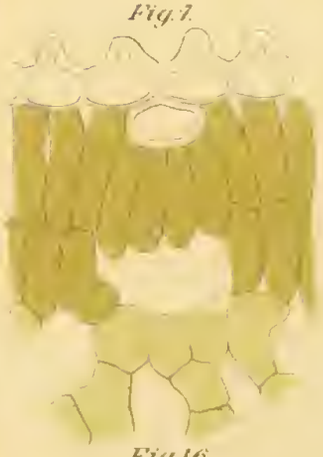

Fig. 2.

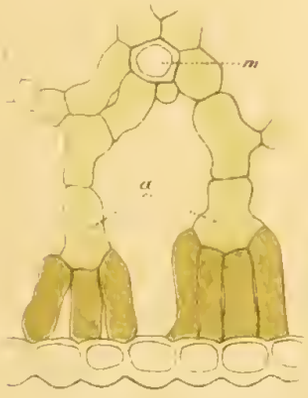

Fig.16.

Fig 10

Fig.12.

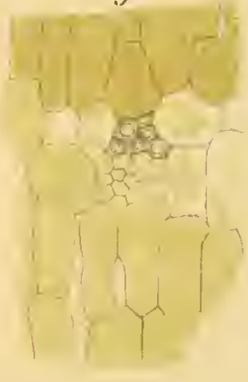

Fig.11.

Fig.15

Fig 13

wnload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

nload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezen

Fig. 1

Fig. 3.

Fig. 4

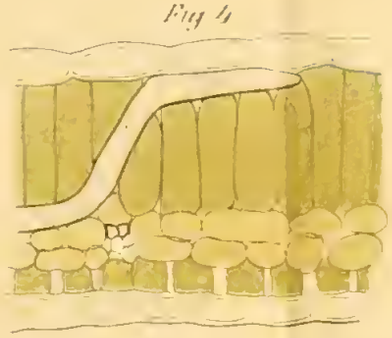

Fig. 5

Fig. 2

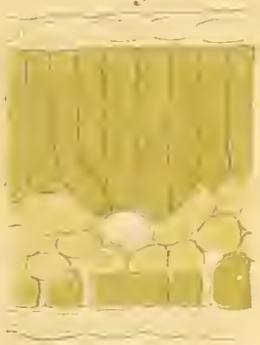

Fig. 6.

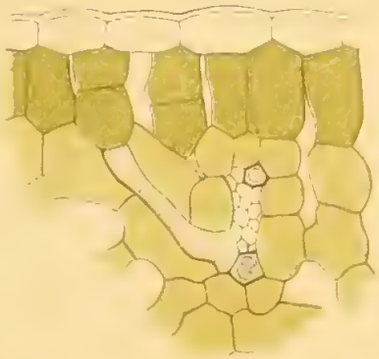

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 10

Fig. 13.

Fig. 11.

Fig. 12.

Fig. 19

Fig. 20

Fig. 14.

Fig. 17.

Fig. 16.

Fig. 18

Fig. 15

wnload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

wnload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

seinen Zweigen sowohl wie mit seinem Ende einer grossen Sammelzelle aufsitzt. Präparation wie vorhin. Vergr. 230.

Fig. 12. Erste Anlage eines kleinen bandförmigen Gefässbündels. Die unterste der durch wiederholte Quertheilung entstandenen Zellen ist bereits zum Gliede einer jungen Milchröhre geworden. Vergr. 250.

„ 13. Junge Gefässbündelanlage; Entstehung eines Seitenastes der das Bündel begleitenden Milchröhre. Vergr. 250.

Fig. 14—15: *Ficus nitida.*

Fig. 14. Pallisadenzellgruppe, gegen eine Milchröhre sich zusammenneigend.

„ 15. Eine zwischen Pallisadengewebe und Aufnahmszelle gelegene Milchröhre.

Fig. 16—19: *Asclepias curassavica.*

„ 16—18. Pallisadenzellgruppen, deren Aufnahmszellen den Milchröhren aufsitzen. Vergr. 170.

„ 19. Milchröhrenstück im Schwammparenchym. Vergr. 170.

„ 20. Gefässbündelendigung von *Chelidonium majus;* Tangentialschnitt. Die Milchröhre biegt vor dem Ende der Tracheïden ab und endigt mit zwei nebeneinander gelegenen Gliedern, deren Querwände erhalten geblieben sind. Die Längsscheidewand zwischen beiden Gliedern ist grob porös (?). Vergr. 220.